

ÉTUDE ONTOGÉNIQUE ET STRUCTURALE
DES PÉRITHÈCES DU *DICTYOTRICHIELLA SEMIIMMERSA*
CANDOUSSAU ET SULMONT
(PYRÉNOMYCÈTES, HERPOTRICHIELLACEAE)

par M. C. JANEX-FAVRE*

RESUMÉ. — Les périthèces du *Dictyotrichiella semiimmersa*, Pyrénomycète de position systématique incertaine, présentent un développement de type ascoloculaire, mais avec des particularités originales. Leur locule, classiquement entourée d'une garniture composée d'une cloche sus-hyméniale et d'un ménisque sous-hyménial, est en effet garnie de filaments rayonnants qui, bien qu'homologues de pseudo-paraphyses et de paraphyses, demeurent courts au lieu de s'allonger pour former des filaments interascaux. Ces faits rappellent ceux observés chez les Verrucariales. La notion de périphysoïdes (BARR, 1979) est discutée.

SUMMARY. — In *Dictyotrichiella semiimmersa*, whose systematic position is controversial, perithecia follow the ascolocular pattern of development; they however display original features. The perilocular layer is complete, both of its constituents parts (suprahymenial bell and subhymenial disc) produce towards the centre of the locule radiate filaments which remain short thus forming no true interascal pseudoparaphyses and paraphyses. Such observations recall the case of Verrucariales. The concept of periphysoid (BARR, 1979) is discussed.

MOTS CLÉS : périthèce, ascoloculaire, périphysoïde, *Dictyotrichiella*.

Le *Dictyotrichiella semiimmersa* Candoussau et Sulmont est un petit Pyrénomycète lignicole, bien caractérisé par ses périthèces brun foncé ne dépassant pas 180 µm de diamètre, hérissés de poils peu nombreux, ses asques oblongs bitunikés et ses ascospores gris olivacé fusiformes septées (3 à 5 septa transversaux, 1 à 2 septa longitudinaux dans les cellules médianes).

Créé par MUNK (1953) et alors monospécifique, le genre *Dictyotrichiella* est inclus dans la famille des Herpotrichiellaceae, définie en même temps, à partir de critères morphologiques (en particulier périthèces portant des poils épars, ascospores bistre-olivâtre septées) et écologiques (sur bois pourri ou restes d'autres Champignons). Six espèces ont été reconnues dans le genre *Dictyo-*

* Laboratoire de Cryptogamie, Université Pierre et Marie Curie - 9, Quai Saint-Bernard - 75252 Paris Cedex 05.

trichiella, leur distinction étant également fondée sur des critères morphologiques (dimensions et mode de cloisonnement des ascospores notamment) et écologiques. Tout récemment, MÜLLER & al. (1987) rejettent le genre *Dictyotrichiella*, l'incluant dans le genre *Capronia* Sacc. dont l'acceptation est fortement élargie.

La position systématique des Herpotrichiellaceae découle du mode d'organisation de leurs périthèces et de leurs asques. En les décrivant, MUNK (1953, puis 1957) les place parmi les Ascoloculaires du fait de l'absence de tissu interascal et de l'épaisseur de la paroi ascale. MÜLLER & von ARX (1962), puis LUTTRELL (1973) rejettent cette famille des Herpotrichiellaceae et rattachent aux Pleosporaceae les genres qui la composent. BARR conserve la famille mais en la révisant, la place d'abord dans les Dothidéales (1972) puis dans les Chaetothyriales (1976a, 1979); cet ordre, joint aux Verrucariales (lichénisées ou parasites de Lichens) forme la sous-classe des Loculoanoteromycetidae, Loculoascomycètes caractérisés par la production dans leur ascocarpe périthécioïde, de «pseudoparaphyses latérales (= apicales) courtes», pour lesquelles est introduit le terme de «périphysoïdes» (BARR, 1979). Du fait de l'hétérogénéité apparente de ces «périphysoïdes» BARR, dans la classification proposée en 1983, supprime la sous-classe réunissant Chaetothyriales et Verrucariales et place ces deux ordres auprès des Pléosporales dans la sous-classe des Loculoedaphomycetidae. Von ARX & MÜLLER (1975), ERIKSSON (1981 à 1984) puis ERIKSSON & HAWKSWORTH, 1985, 1986a-b) retiennent également la famille des Herpotrichiellaceae et l'incluent dans l'ordre, très vaste, des Dothidéales; dans la subdivision de cet ordre qu'ils proposent en 1987 (a-b), les Herpotrichiellaceae forment avec les Microtheliopsidaceae le sous-ordre provisoire des Herpotrichiellineae.

Afin de mieux apprécier la position systématique des Herpotrichiellaceae et l'intérêt de leur rapprochement avec les Verrucariales, dont nous avons nous-même étudié plusieurs représentants lichénisés (JANEX-FAVRE, 1970, 1975; ROUX & al., 1986), il nous a paru intéressant d'en préciser les caractères ontogéniques et structuraux.

L'étude du *Dictyotrichiella semimmersa*, dont nous présentons ici les premiers résultats, ■ été réalisée sur des échantillons provenant de deux récoltes successives. La première, effectuée en 1971 par CANDOUSSAU & SULMONT sur un tronc de peuplier coupé et dénudé, avait permis à ces auteurs la description de l'espèce (CANDOUSSAU & SULMONT, 1971); grâce à leur obligeance, des échantillons ont pu être prélevés, fixés et conservés dans le laboratoire du Professeur Marius CHADEFAUD où il nous ont été confiés. La deuxième récolte est due à notre amie Agnès PARGUEY, qui ■ retrouvé cette petite espèce en Franche-Comté, en 1986, sur des troncs de chênes coupés et écorcés. Pour l'étude du développement des périthèces, qui fait l'objet de cet article, ont été utilisées : 1) des préparations par écrasement, colorées par le bleu Coton ou l'encre stylographique, qui ont permis d'observer la formation des primordiums, et 2) des coupes sériées, obtenues et traitées selon les méthodes classiques (épaisseur : 5 µm, coloration : hématoxyline-éosine) après fixation par le liquide

de WESTBROOK et inclusion dans la paraffine; ces coupes ont été nécessaires pour analyser la structure interne du primordium et sa transformation en ébauche périthéciale, puis en périthèce.

RÉSULTATS

Les stades du développement périthécial

Avant toute description, il nous faut indiquer que la localisation des ascocarpes était différente dans les deux récoltes de *Dictyotrichiella semiimmersa* : localisation superficielle, sans pénétration du substrat, pour les échantillons prélevés sur troncs de chênes et localisation essentiellement intracellulaire pour ceux récoltés sur bois de peuplier; dans ce dernier cas, le bois était à nu et donc plus aisément pénétrable que le précédent, recouvert d'une écorce liégeuse.

1) Le primordium.

Le début de sa formation est indiqué par la présence, sur un filament mycélien, en position intercalaire (Fig. 1, A) ou terminale (Fig. 1, B) de quelques

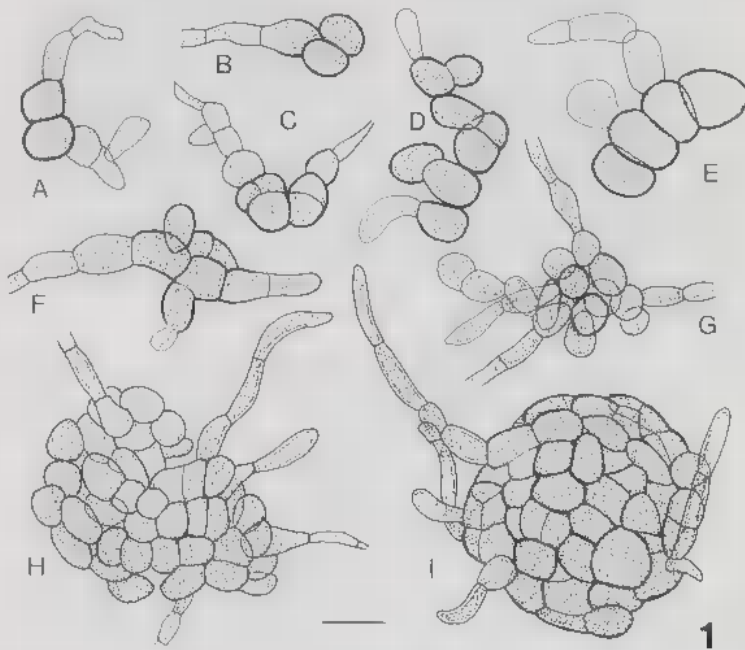


Fig. 1 — Le primordium, de type stromato-glomérulaire. A à I : stades successifs (voir le texte). Échelle : 10 μ m.

Fig. 1 — Primordium, of stromatic-glomerule structural type. A to I : successive stages (see in text). Scale : 10 μ m.

cellules contiguës dilatées, à paroi brune et cytoplasme dense. Certaines d'entre elles se divisent, transversalement ou longitudinalement (Fig. 1, C et D); elles peuvent également produire par une sorte de bourgeonnement des cellules nouvelles qui, à leur tour, deviennent arrondies et brunes (Fig. 1, D, E et F). Progressivement s'édifie ainsi un nodule saillant (Fig. 1, G), qui demeure en relation avec le mycélium et constitue un primordium de type stromato-glomérulaire (cf. PARGUEY-LEDUC, 1966-67). Celui-ci se complique et grossit (Fig. 1, H), puis il devient globuleux et sa surface se régularise (Fig. 1, I) : ses cellules superficielles peuvent demeurer en rapport avec le mycélium originel ou porter de courts filaments pluricellulaires libres, produits secondairement.

En coupe (Fig. 2), le primordium présente une structure paraplectenchymateuse, les parois des cellules externes étant beaucoup plus épaisses et fortement pigmentées que celles des cellules internes.

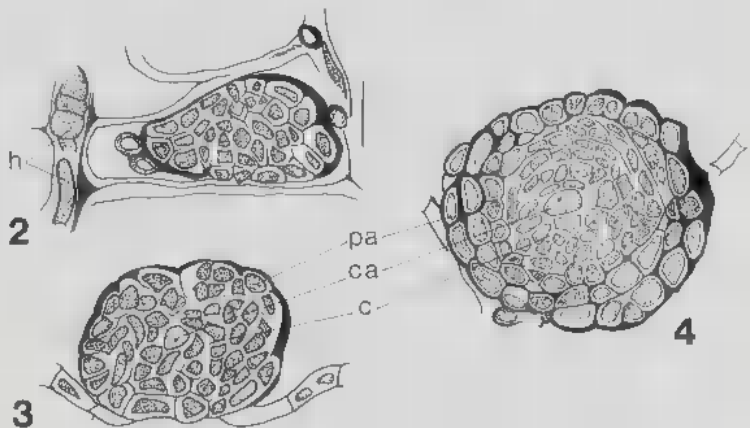


Fig. 2 à 4 — Le primordium et la jeune ébauche périthéciale. 2 : primordium intracellulaire; 3 et 4 : jeunes ébauches périthéciales développées superficiellement; différenciation progressive du carpocentre c, contenant des cellules ascogoniales ca et de la paroi périthéciale pa. h : hyphe intracellulaire. Échelle : 10 μ m.

Fig. 2 to 4 — Primordium and young perithecial bud. 2 : intracellular primordium; 3 and 4 : superficial young perithecial buds with differentiating carpocenter c (ca : ascogonial cells) and perithecial wall pa. h : intracellular hypha. Scale : 10 μ m.

2) L'ébauche périthéciale est caractérisée par la formation d'un carpocentre, d'abord homogène, puis subdivisé en plusieurs parties distinctes.

— différenciation du carpocentre proprement dit :

La jeune ébauche périthéciale (Fig. 3 et 4) comprend tout d'abord une paroi (pa) issue de la périphérie du primordium et un carpocentre (c) dérivant de ses cellules internes et dans lequel s'individualisent progressivement des cellules ascogoniales (ca), relativement grosses et à noyau distinct; autour de celles-ci,

les cellules carpocentrales externes tendent à se disposer en couches concentriques, notamment dans la moitié supérieure de l'ébauche (Fig. 4).

– différenciation de la garniture périloculaire :

La partie périphérique du carpocentre s'épaissit, surtout au sommet où les cellules sont particulièrement chromophiles (Fig. 5). Ensuite, tandis qu'une cavité (v) apparaît au centre, autour des cellules ascogoniales (ca) (plus nombreuses que précédemment), elle s'organise en une garniture périloculaire. Ce processus commence dans la partie supérieure et se poursuit ensuite le long des flancs, en direction de la base de l'ébauche. Ainsi, au stade représenté par la figure 6, l'ébauche comporte une volumineuse cloche sus-hyméniale (cl) qui s'amincit progressivement vers le bas, en s'appliquant sur les bords d'un ménisque sous-hyménial encore mal individualisé, et porte des pseudo-paraphyses (q) disposées radialement. Cette disposition n'est pas habituelle : en règle générale, rappelons-le, la cloche sus-hyméniale ne se prolonge pas aussi loin latéralement et en conséquence elle ne produit que des filaments pendants à orientation verticale.

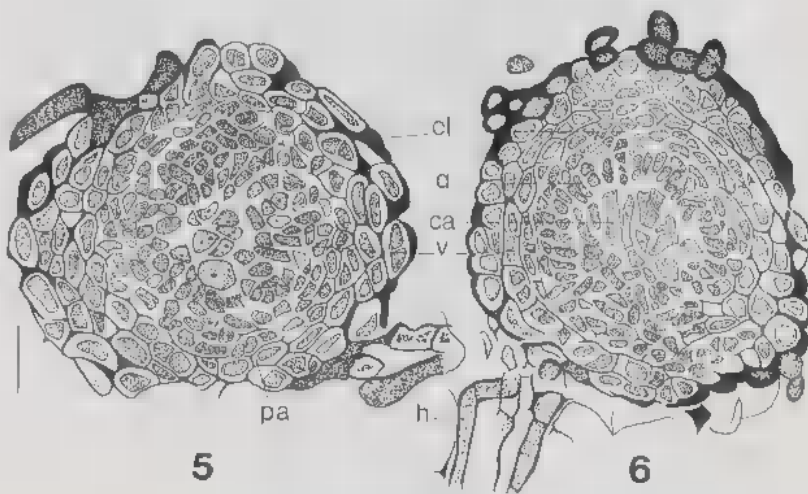


Fig. 5 et 6 – Ébauche périthéciale : formation de la cavité périthéciale v autour des cellules ascogoniales ca et différenciation de la garniture périloculaire comportant la cloche sus-hyméniale cl bien individualisée porteuse de pseudo-paraphyses q; h : hyphe intracellulaire; pa : paroi périthéciale, garnie de poils. Echelle : 10 μ m.

Fig. 5 and 6 – Perithecial bud : formation of a perithecial locule v around ascogonial cells ca and differentiation of a perilocular layer with suprahymenial bell cl producing pseudo-paraphyses q; h : intracellular hypha; pa : perithecial hairy wall. Scale : 10 μ m.

– différenciation de l'appareil ostiolaire :

L'ébauche périthéciale s'accroît en volume, en toutes directions mais plus fortement dans le sens de la hauteur (Fig. 7 et 8). Le locule devient ainsi ellip-

soïdale. Les cellules fertiles (f), dérivées des cellules ascogoniales, qui en occupent le centre sont uni- ou plurinucléées; leurs interrelations ne sont pas décelables sur les coupes. Les filaments radiaires garnissent le pourtour de la cavité; à la base, le ménisque sous-hyménial n'est toujours pas nettement individualisé. La

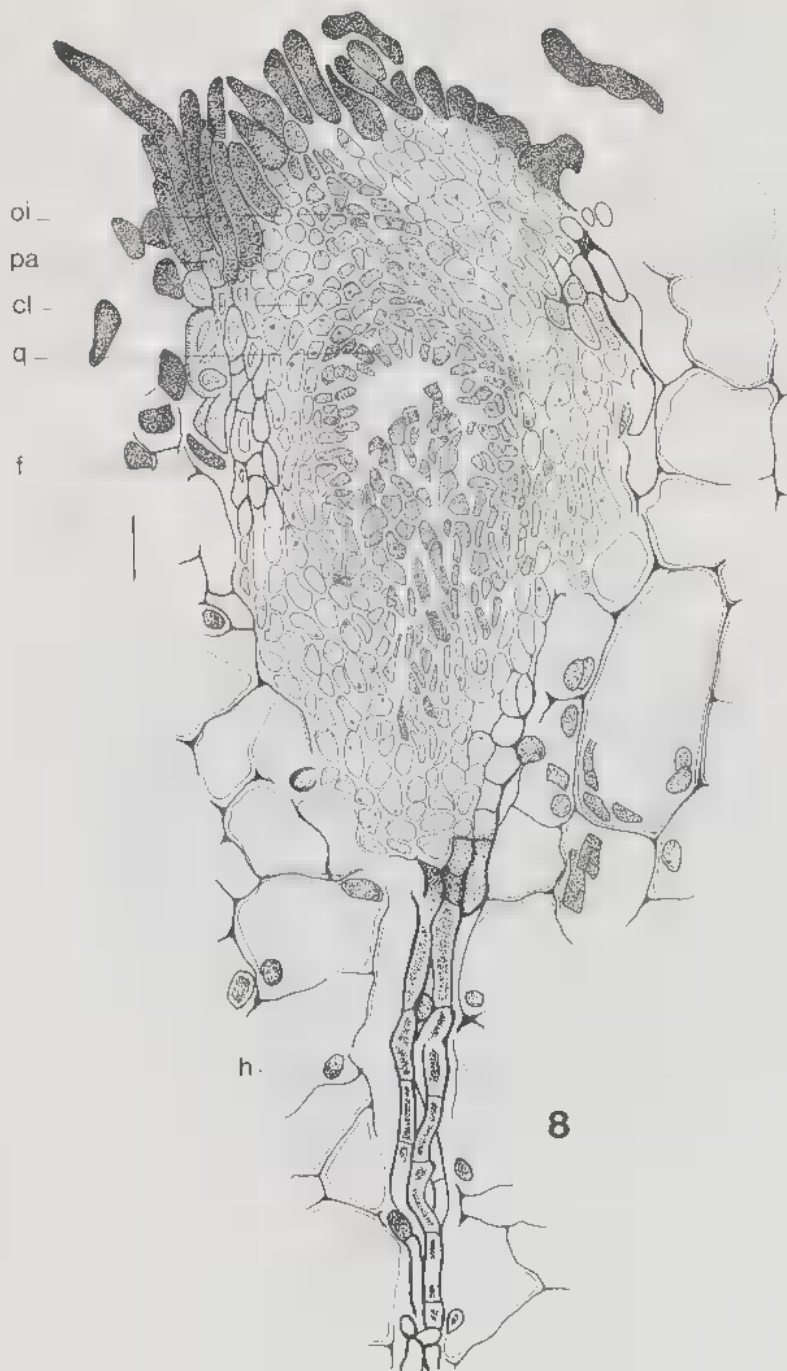


Fig. 7 — Ébauche périthéciale : différenciation de l'appareil ostiolaire oi à partir du sommet de la cloche sus-hyméniale cl. f: cellule fertile; pa: paroi périthéciale; q: pseudo-paraphyse. Échelle : 10 μ m.

Fig. 7 — Perithecial bud : the ostiolar apparatus oi differentiates from the top of supra-hymenial bell cl. f: fertile cells; pa: perithecial hairy wall; q: pseudoparaphysis. Scale: 10 μ m.

Fig. 8 — Ébauche périthéciale : différenciation de l'appareil ostiolaire: stade identique à celui représenté par la figure 7, mais l'ébauche, développée à l'intérieur du substrat, a une forme irrégulière et s'y ancre par un faisceau d'hyphes h formant pivot. cl: cloche sus-hyméniale; f: cellules fertiles; oi: appareil ostiolaire; pa: paroi périthéciale; q: pseudo-paraphyse. Échelle : 10 μ m.

Fig. 8 — Perithecial bud with differentiating ostiolar apparatus; same stage as in figure 7, but owing to its intracellular development the bud is irregularly shaped and anchored by an hyphal strand h. cl: supra-hymenial bell; f: fertile cells; oi: ostiolar apparatus; pa: perithecial hairy wall; q: pseudoparaphysis. Scale: 10 μ m.





liennes qui, développé dans un rayon ligneux, constitue une sorte de pivot d'ancrage dans le substrat. De plus, sa paroi est demeurée mince et peu différenciée à l'intérieur du substrat, qui semble ainsi se substituer partiellement à la paroi dans sa fonction de protection; seule la partie superficielle, comprenant les poils péri-ostiolaires, est bien formée.

— le stade du dôme sporophytique :

Dans l'ébauche un peu plus avancée (Fig. 9), le changement essentiel concerne les éléments fertiles (f) qui apparaissent alors disposés en un dôme régulier composé de files de cellules uni- ou binucléées (et dans ce cas vraisemblablement dicaryotiques) relativement distinctes, divergeant en éventail à partir de la base.

La garniture périloculaire est complètement différenciée : cloche sus-hyméniale (cl) formant l'esquisse de l'appareil ostiolaire (oi) et portant des pseudo-

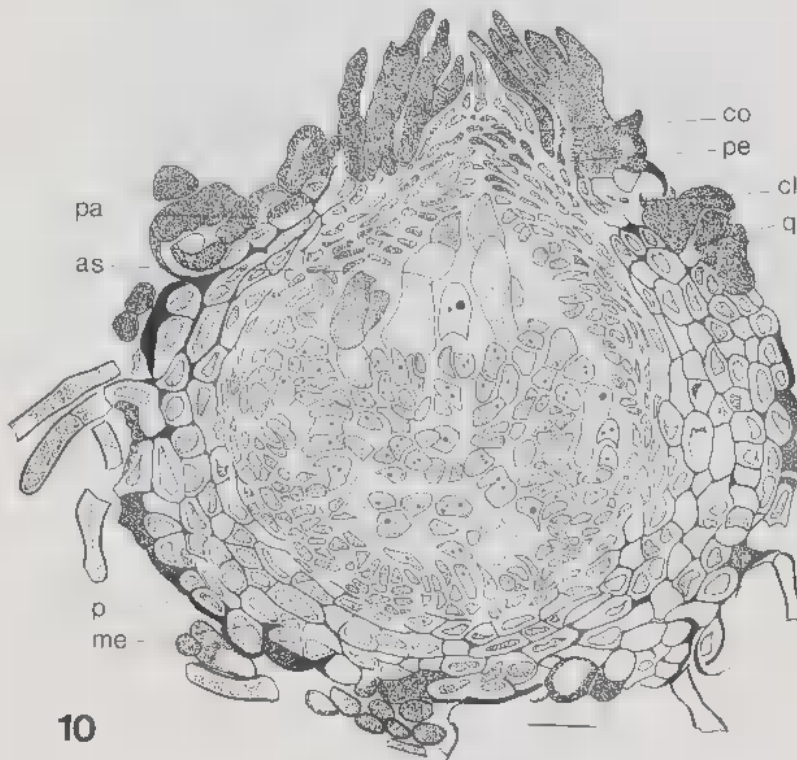


Fig. 10 — Jeune périthèce : formation des premiers asques *as* et individualisation du canal ostiolaire *co* et de ses périphyces *pe*. *cl* : cloche sus-hyméniale, avec pseudo-paraphyses *q* disposées obliquement; *me* : ménisque sous-hyménial et ses filaments *p*; *pa* : paroi périthéciale. Echelle : 10 μ m.

Fig. 10 — Young perithecium : asci *as* are formed and the ostiolar channel *co* differentiates. *cl* : suprahymenial bell with oblique pseudoparaphyses *q*; *me* : subhymenial disc with filaments *p*; *pa* : perithecial wall. Scale : 10 μ m.

paraphyses (q) implantées sur le plafond et les flancs de la locule et ménisque sous-hyménial (me); ce dernier, mince, est à son tour garni de filaments radiaux courts (p) qui ne pénètrent pas dans le dôme sporophytique et doivent représenter des paraphyses atypiques.

3) Le passage au stade adulte est indiqué essentiellement par deux faits : poursuite de la différenciation de l'appareil ostiolaire et formation des premiers asques (Fig. 10).



Fig. 11 - Jeune périthécée après affaissement de l'ensemble des éléments fertiles. as : asque; cl : cloche sus-hyméniale; co : canal ostiolaire; me : ménisque sous-hyménial; p : filaments du ménisque; pa : paroi périthéciale; pe : périphyse; q : pseudo-paraphyse. Echelle : 10 μ m.

Fig. 11 - Older perithecium, after collapsing of fertile parts. as : ascus; cl : suprahymenial bell; co : ostiolar channel; me : subhymenial disc; p : filament of the disc; pa : perithecial wall; pe : periphysis; q : pseudoparaphysis. Scale : 10 μ m.

Dans l'appareil ostiolaire, l'individualisation de périphyse (pe) implantées sur les bords du canal ostiolaire (co) fait apparaître une lumière axiale. Autour, le sommet de la paroi périthéciale (pa) forme une couronne de poils dressés dont les extrémités sont bien individualisées.

Dans la cavité du jeune périthèce, le dôme sporophytique s'affaisse progressivement (Fig. 10, puis 11). Des éléments en voie de disparition sont repérables

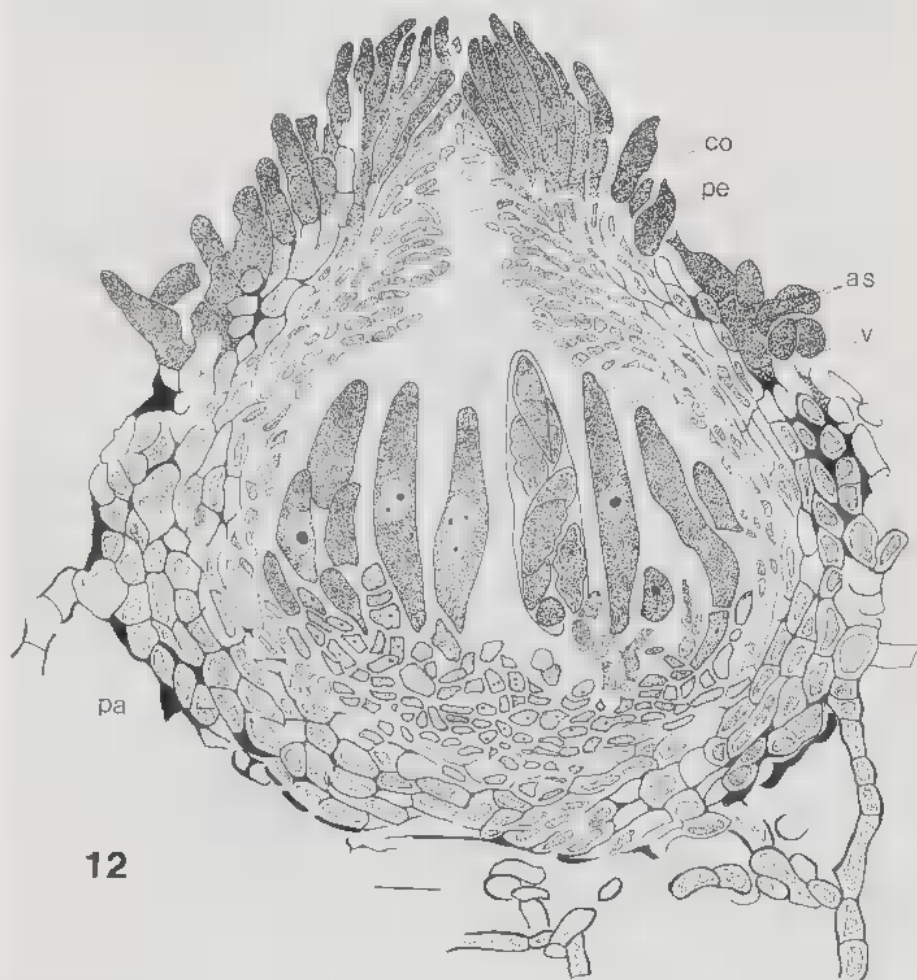


Fig. 12 — Périthèce adulte : ouverture de l'ostiole au sommet du canal ostiolaire co et maturation des askes as, encore peu nombreux dans la cavité périthéciale v. pa : paroi périthéciale; pe : périphyse. Échelle : 10 μ m.

Fig. 12 - Mature perithecium : ostiole opening at the end of the ostiolar channel co; maturation of a few asci as, in the locule v. pa : perithecial wall; pe : periphysis. Scale : 10 μ m.

à la base, au contact des courtes paraphyses (p) portées par le ménisque sous-hyménial (me). Au sommet sont formés les premiers asques (as).

L'allongement des asques vers le haut et l'élargissement concomitant du canal ostiolaire (co) à partir de sa base, dans l'axe de la cloche sus-hyméniale (cl), entraînent un changement d'orientation des pseudo-paraphyses (q) qui sont entraînées vers le haut, pivotent et acquièrent ainsi une disposition oblique; à partir de ce stade, il y a continuité entre elles et les périphyses du canal. Dans le même temps, les filaments latéraux s'effacent, les restes de la cloche sus-hyméniale tendent à s'incorporer à la paroi périthéciale en formant sa couche interne.

4) Le périthèce adulte.

Il est d'abord de forme ovoïde (Fig. 12), sa partie supérieure étant plus étroite que sa partie inférieure (sans former toutefois un col distinct); cette dernière s'étend ensuite essentiellement en direction radiale (Fig. 13); le périthèce présente alors une forme plus aplatie.

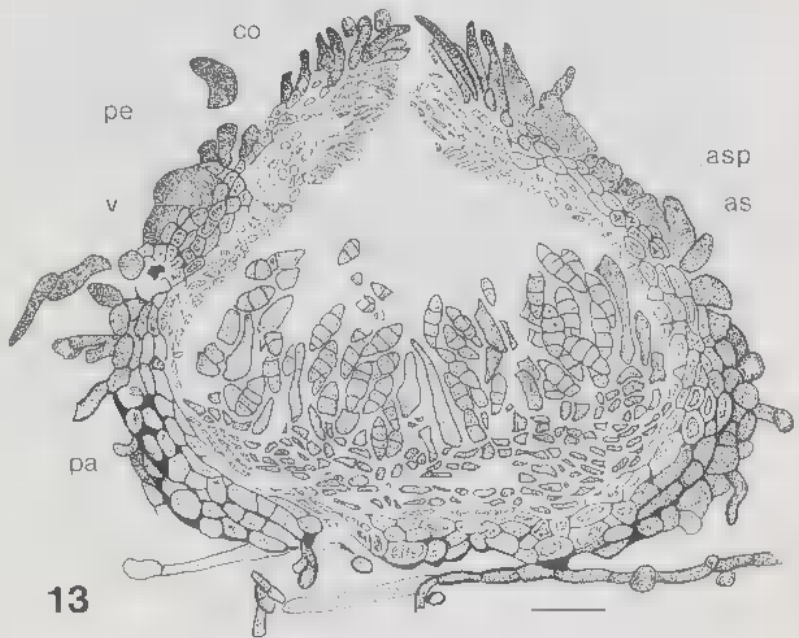


Fig. 13 — Périthèce adulte, à cavité v agrandie et asques as plus nombreux, la plupart ayant déjà produit des ascospores asp septées. co : canal ostiolaire; pa : paroi périthéciale; pe : périphysse. Echelle : 20 μ m.

Fig. 13 — Mature perithecium with larger locule v and numerous asci as. asp : septate ascospores; co : ostiolar channel; pa : perithecial wall; pe : periphery. Scale : 20 μ m.

La cavité (**v**) contient uniquement des asques (**as**), implantés à la base dans une cupule sporophytique relativement mince; ils sont bituniqués et renferment, à maturité, huit ascospores (**asp**) septées. Les premiers asques mûrs sont situés au centre (Fig. 12); par la suite de jeunes asques se forment en tous points entre les premiers, de sorte que la disposition finale est totalement désordonnée (Fig. 13).

En bordure de la cavité, les périphyses (**pe**) du canal ostiolaire (**co**) demeurent seules distinctes. L'ostiole s'ouvre au sommet, entouré des poils péri-ostiolaires dépendant de la paroi périthéciale externe; d'autres poils, de même nature, uniu ou pauci-cellulaires se détachent de place en place des flancs du périthèce.

DISCUSSION

1) Le type ontogénique du *Dictyotrichiella semiimmersa*.

Le *Dictyotrichiella semiimmersa* présente un développement de type ascoclocaire clairement caractérisé. Ses ascocarpes sont des pyrénosphères apostromiennes uniloculaires (= périthèces, *sensu* CHADEFAUD, 1960, 1982); elles dérivent de primordiums stromato-glomérulaires comparables à ceux de certains *Leptosphaeria* (PARGUEY-LEDUC, 1966-67).

L'originalité fondamentale de la structure périthéciale des *Herpotrichiellaceae*, que certaines observations antérieures avaient fait apparaître chez diverses espèces (comme nous l'avons indiqué plus haut), se trouve confirmée et précisée chez le *Dictyotrichiella*. Elle concerne l'évolution de la garniture périloculaire, analysée ici de manière détaillée en suivant le développement de l'ébauche périthéciale; ce point appelle diverses remarques.

Formée, selon la règle, par la périphérie du carpocentre, la garniture périloculaire du *Dictyotrichiella semiimmersa* se différencie progressivement du haut vers le bas. Sur toute sa surface, elle produit des filaments radiaires, qui tous demeurent courts et ne s'entremêlent jamais avec les éléments fertiles (appareil sporophytique, puis asques).

Les premiers filaments formés, sous le plafond de la locule, sont assimilables à des pseudo-paraphyses (*sensu* CHADEFAUD, 1960; LUTTRELL, 1965; PARGUEY-LEDUC, 1966-67); ils présentent en effet deux particularités fondamentales des filaments locaux de ce type; ils prennent naissance au sommet de la locule, plus précisément dans la partie supérieure du carpocentre (*sensu* CHADEFAUD, 1960, 1982) qui forme la cloche sus-hyméniale et leur croissance est dirigée vers le bas. Ils ne possèdent toutefois pas tous les caractères des pseudo-paraphyses typiques puisque : 1) ils demeurent courts, localisés au-dessus des asques (alors qu'ils forment de longs filaments interascaux dans le type *Pleospora*); 2) leur disposition verticale initiale laisse place, au cours de la croissance du jeune ascocarpe, à une disposition oblique, leurs extrémités s'orientant alors vers le canal ostiolaire comme celles des périphyses situées plus haut, et 3) ils sont finalement laminés et ne sont plus distincts dans le périthèce adulte. La ressemblance des pseudo-paraphyses du *Dictyotrichiella semiimmersa*, au terme de leur développement, avec les périphyses du canal justifie l'utilisa-

tion du terme «périphysoïdes» proposé par BARR (1979), mais il est clair que, dans le cas étudié ici au moins, ces filaments, qui ont même origine que les pseudo-paraphyses, n'en sont qu'une variante morphologique.

Après avoir produit ces périphysoïdes dans sa partie supérieure, la périlocule du *Dictyotrichiella semimmersa* continue, sans discontinuité, à se garnir de filaments disposés le long de ses flancs (prolongement de la cloche sus-hyméniale) puis finalement – mais de façon moins régulière – sur sa base (= ménisque sous-hyménial portant des paraphyses atypiques).

Le système de filaments radiaires de la locule du *Dictyotrichiella* ainsi constitué évoque le cas de divers Pyrénomycètes périsporiés, à périthèces pourvus d'une symétrie radiale. Ainsi, chez les Eurotiales, un système de filaments centripètes est présent dans l'ébauche périthéciale, mais il diffère de celui du *Dictyotrichiella* d'une part parce qu'il forme un tissu nourricier et d'autre part parce qu'il dérive de la paroi ascothéciale (le développement étant, dans ce cas, de type ascohyménial). Chez d'autres Périsporiés, de type ascoloculaire, les «pseudo-paraphyses», atypiques, sont disposées radialement comme les filaments du *Dictyotrichiella*, par exemple chez le *Preussia multispora* (CHADEFAUD & al., 1966) et le *Lepidosphaeria nicotiae* (PARGUEY-LEDUC, 1970), mais avec dans chaque cas, des particularités propres. Chez le *Preussia*, les pseudo-paraphyses, peu nombreuses, sont irrégulièrement dispersées sur tout le pourtour de la locule et s'anastomosent en formant un plexus intraloculaire dans lequel sont dispersés l'appareil sporophytique puis les asques. Chez le *Lepidosphaeria*, elles sont implantées par touffes sous chacune des écailles constituant la paroi, demeurent courtes et libres, puis dégénèrent : la garniture périloculaire est ainsi discontinue, scindée en multiples unités équivalentes entre elles.

Dans ces divers cas, l'analogie avec le *Dictyotrichiella* n'est que partielle. Elle résulte vraisemblablement d'un phénomène de convergence; il ne nous paraît pas possible de lui donner une application systématique ou une signification phylogénétique.

2) Données comparatives relatives aux Chaetothyriales.

Pour l'ensemble des Chaetothyriales, les données relatives aux ascocarpes sont fragmentaires: elles concernent surtout (outre les asques) la structure du stroma ou de la paroi périthéciale, l'évolution du centre fertile étant généralement négligée. Les documents les plus significatifs, du point de vue qui nous intéresse ici, montrent que l'organisation des périthèces présente une certaine homogénéité, marquée par la présence constante de périphysoïdes (*sensu* BARR, 1979); ils sont relatifs aux Herpotrichiellaceae et Metacapnodiaceae.

Mentionnons parmi les premières : l'*Herpotrichiella setosa* (BARR, 1959) et l'*H. moravica* (von ARX & MÜLLER, 1975), le *Berlesiella nigerrima* (BARR, 1979; von ARX & MÜLLER, 1975) et le *B. fungicola* (SAMUELS & MÜLLER, 1978), l'*Herpotrichia prothelia* (BARR, 1976b) et l'*Acanthostigmella brevispina*; chez cette dernière, BARR & ROGERSON (1983) observent à la fois des périphysoïdes et des pseudo-paraphyses qui se développent entre les asques, leurs

extrémités demeurant libres le plus souvent, et deviennent déliquescentes à maturité. Ce cas est très intéressant, mais malheureusement l'origine exacte des deux types de filaments n'est pas précisée.

La famille des *Metacapnodiaceae* a été créée par HUGHES en 1972 pour regrouper des genres précédemment inclus dans les *Capnodiaceae* et qui possèdent en commun, outre certaines particularités morphologiques des hyphes et des formes conidiennes, un stade parfait qui se rattache au type *Pleospora*, avec « pseudo-paraphyses courtes » et asques bituniqués. Ce stade parfait avait été décrit par CORLETT (1970), qui en avait suivi le développement chez le *Metacapnodium juniperi*. Le primordium est pseudo-parenchymateux, probablement de type stromatoïde. La locule périthéciale (portée par un coussinet stromatique formé par la base du primordium) est dépourvue de filaments interascaux et garnie de pseudo-paraphyses courtes qui pendent du plafond puis garnissent les parois depuis l'ostiole jusqu'à la base (aucun filament n'est visible sous les éléments fertiles). Pour CORLETT (1973) ce type de développement est une variante du type *Pleospora*, tandis que REYNOLDS (1971, 1975), refusant d'homologuer les filaments stériles de la locule à des pseudo-paraphyses préfère le rattacher au type *Dothidea*. Chez les autres *Metacapnodiaceae* (CORLETT & al., 1973) : *Metacapnodium* sp. (= *Limacinia fraserae*), *Ophiococcuma phloioiphilia* et *O. batistae*, dépourvues de stroma, les pseudo-paraphyses, ramifiées, occupent la partie supérieure de la jeune locule avant d'être lysées. Une autre *Capnodiaceae* s. l., le *Strigopodia resinæ* présente un ascocarpe du même type, sans qu'il soit possible de la rattacher aux *Metacapnodiaceae* par ses autres caractères.

En dehors des *Chaetothyriales*, la présence de périphysoïdes (*sensu* BARR, 1979) a été signalée chez trois *Mycosphaerella* (*Mycosphaerellaceae*, *Dothideales*) : le *M. ascophylli* (KOHLMEYER, 1968), le *M. staticicola* (KOHLMEYER & KOHLMEYER, 1979) et le *M. apophlaeae* (KOHLMEYER & DEMOULIN, 1981) et chez le *Scirrhia acicola* (*Dothideaceae*, *Dothideales*, LUTTRELL, 1973).

3) Le cas des *Verrucariaceae*.

La présence de périphysoïdes (*sensu* BARR, 1979) semble être une constante dans cette famille, du moins prise dans son acception stricte (*sensu* ZAHLBRUCKNER, 1907). De tels filaments sont en effet visibles chez les espèces étudiées du point de vue ontogénique par DOPPELBAUR (1959 : genres *Amphoridium*, *Protobagliettoa*, *Staurothele*, *Thelidium* et *Verrucaria*) et JANEX-FAVRE (1970 : genre *Verrucaria*, 1975 : genre *Staurothele*). A un stade intermédiaire du développement périthécial, il apparaît clairement qu'ils sont produits, en direction basipète, par la partie supérieure du carpocentre et qu'ils sont donc de même nature que les périphysoïdes du *Dictyotrichiella*. La présence de ce stade transitoire (que nous avons dénommé « stade verrucariacéen » in ROUX & al., 1986) nous paraît si clairement caractériser les *Verrucariaceae* s. s. qu'elle permet de rattacher à cette famille certaines espèces (*Catapyrenium daedaleum*, ROUX & al., 1986; *Endocarpon pusillum*, WAGNER, 1984, 1987)

et d'en exclure d'autres (*Dermatocarpon miniatum*, JANEX-FAVRE, 1970 : pour des espèces de ce type, la famille des Dermatocarpaceae doit donc être conservée; voir discussion in ROUX & al., 1986).

4) La notion de périphysoïdes.

En conclusion de cette étude et des comparaisons qu'elle a suscitées, il nous paraît utile de préciser en quoi le terme de périphysoïdes, utilement introduit par BARR (1979) peut être, comme cet auteur l'a indiqué en 1983, appliqué à des formations qui ne sont pas équivalentes entre elles.

Ainsi, on a vu que chez le *Dictyotrichiella semiimmersa*, et probablement les autres Herpotrichiellaceae et les Metacapnodiaceae, ainsi que chez les Verrucariaceae s. s., leur mode de formation indique que les périphysoïdes sont une variante des pseudo-paraphyses.

D'autres cas pourraient être similaires, en particulier : 1) les filaments du sommet de la cavité périthéciale du *Nectria cinnabarina* (Hypocreales Hypocreaceae) qui, selon STRIKMANN & CHADEFAUD (1961) et PARGUEY-LEDUC (1966-67) sont les tronçons supérieurs de pseudo-paraphyses bien caractérisées dont les tronçons inférieurs se développent entre les asques, et 2) les courts filaments descendants garnissant la partie supérieure de la cavité apothéciale des Ostropales (Discomycètes : BELLEMÈRE, 1967).

Dans d'autres cas, par contre, des filaments d'allure périphysoïde sont de nature différente. Ainsi, les paraphyses secondaires, initialement décrites chez le *Coniochaeta ligniaria* (Sordariales Coniochaetaceae) par DOGUET (1959), qui en observe également chez l'*Epichloe typhina* (Clavicipitales Clavicipitaceae, DOGUET, 1960) : en position extra-hyméniale, elles se forment à la marge de l'ostiole et naissent donc en position de périphyyses, disposées obliquement dans la cavité; elles deviennent des paraphyses à mesure que s'accroît le diamètre de la cavité périthéciale. Selon l'interprétation donnée par CHADEFAUD (1965) et PARGUEY-LEDUC (1967a) elles seraient issues de l'enveloppe ascothéciale (*sensu* CHADEFAUD, 1960) et se rattacheraient à un appareil paraphysoïde homologue de celui de divers Discomycètes. Des paraphyses secondaires extra-hyméniales dérivées d'une ascothécie ont également été observées chez le *Lasiochaeta hispida* (Sordariales Lasiochaetiaceae, PARGUEY-LEDUC, 1967b) et l'*Hypoxylon rubiginosum* (Xylariales Xylariaceae, PARGUEY-LEDUC, 1972). Ainsi on ne peut évaluer la nature des périphysoïdes qu'en déterminant leur origine et leur évolution; cette notion est donc purement morphologique.

Il s'ensuit que la seule présence de périphysoïdes dans l'ascocarpe adulte n'est pas révélatrice du type de développement et ne peut donc être utilisée comme critère systématique. Cela est manifeste, par exemple, dans le cas des Verrucariales. Ainsi, HENSSEN & JAHNS (1974) incluent les Verrucariaceae (*sensu* HALE, 1961, c'est-à-dire Dermatocarpaceae confondues) dans les Ascohyméniaux, tandis que, du fait de la présence des périphysoïdes CORLETT (1973) apparente leur centre fertile au type *Pleospora* et que BARR (1979) les rattache aux Ascoloculaires.

Pour notre part, nous avons montré, dès 1970, à l'aide d'observations ontogéniques, que les périthèces des Pyrénolichens, sauf exceptions, ne se rattachent globalement à aucun des types définis chez les non-lichénisants. Les Verrucariaceae possèdent à la fois des caractères d'Ascoloculaires (notamment la présence de filaments descendants comparables à des pseudo-paraphyses) et d'Ascohyméniaux (mode de développement de la paroi, présence éventuelle de paraphyses). Leur rattachement à l'un ou l'autre type ne peut qu'être discutable. Même dans le cas où les périthécioïdes ont valeur de pseudo-paraphyses, leur présence n'est que l'indication d'une tendance ascoloculaire.

REMERCIEMENTS :

Nous avons plaisir à remercier, pour leur contribution amicale à ce travail, M. AVNAIM, J. BIDOUX, F. CANDOUSSAU et A. PARGUEY.

BIBLIOGRAPHIE

- ARX J.A. von and MÜLLER E., 1975 — A re-evaluation of the bitunicate ascomycetes with keys to families and genera. *Stud. Mycol.* 9 : 159 p.
- BARR M.E., 1959 — Northern Pyrenomycetes. I. Canadian Eastern Arctic. *Contr. Inst. Bot. Univ. Montréal* 73 : 1-101.
- BARR M.E., 1972 — Preliminary studies on the Dothideales in temperate North America. *Contr. Univ. Michigan Herb.* 9 : 523-638.
- BARR M.E., 1976a — Perspectives in Ascomycotina. *Mem. New York Bot. Gard.* 28 : 1-8.
- BARR M.E., 1976b — Some setose saprobic Pyrenomycetes on old Basidiomycetes. *Rhodora* 78 : 53-59.
- BARR M.E., 1979 — A classification of Loculoascomycetes. *Mycologia* 71 : 935-957.
- BARR M.E., 1983 — The Ascomycete connection. *Mycologia* 75 : 1-13.
- BARR M.E. and ROGERSON C.T., 1983 — Two new species of Loculoascomycetes. *Mycotaxon* 17 : 247-252.
- BELLEMÈRE A., 1967 — Contribution à l'étude du développement de l'apothécie chez les Discomycètes Inoperculés. *Bull. Soc. Mycol. France* 83 : 395-640 et 753-931.
- CANDOUSSAU F. et SULMONT P., 1971 — *Dictyotrichiella semiimmersa* nov. sp. *Rev. Mycol.* 36 : 238-242.
- CHADEFAUD M., 1960 — Les Végétaux non vasculaires (Cryptogamie). In : M. CHADEFAUD & L. EMBERGER, *Traité de Botanique systématique*. Tome I. Paris, Masson, XV + 1018 p., 713 fig.
- CHADEFAUD M., 1965 — Sur le *Coryneum kunzei* Corda et les organes reproducteurs des Ascomycètes. *Bull. Soc. Mycol. France* 81 : 120-164.
- CHADEFAUD M., PARGUEY-LEDUC A. et BOUDIN M., 1966 — Sur les périthèces et les asques du *Preussia multispora* (Saito et Minoura) Cain et sur la position systématique du genre *Preussia*. *Bull. Soc. Mycol. France* 82 : 93-122.

- CHADEFAUD M., 1982 — Les principaux types d'ascocarpes : leur organisation et leur évolution. 3ème partie : les Pyrénocarpes. *Cryptogamie, Mycol.* 3 : 199-235.
- CORLETT M., 1970 — Ascocarp development of two species of sooty molds. *Canad. J. Bot.* 48 : 991-995.
- CORLETT M., 1973 — Observations and comments on the *Pleospora centrum* type. *Nova Hedwigia* 24 : 347-366.
- CORLETT M., HUGHES S.J. and KAUFERT M., 1973 — New Zealand Fungi 19. Centrum organisation in some Euantennariaceae and Metacapnodiaceae. *New Zealand J. Bot.* 11 : 213-230.
- DOGUET G., 1959 — Organogénie du périthèce du *Coniochaeta lignitaria*. Comparaison avec l'organogénie des *Xylaria* et des Discomycètes angiocarpes. *Rev. Mycol.* 24 : 18-38.
- DOGUET G., 1960 — Morphologie, organogénie et évolution nucléaire de l'*Epichloe typhina*. La place des Clavicipitaceae dans la classification. *Bull. Soc. Mycol. France* 76 : 171-203.
- DOPPELBAUR H.W., 1959 — Studien zur Anatomie und Entwicklungsgeschichte einiger endolithischen pyrenocarpen Flechten. *Planta* 53 : 246-292.
- ERIKSSON O., 1981 — The families of bitunicate Ascomycetes. *Opera Bot.* 60 : 220 p.
- ERIKSSON O., 1982a — Outline of the ascomycetes 1982. *Mycotaxon* 15 : 203-248.
- ERIKSSON O., 1982b — Revision of «Outline of the ascomycetes - 1982». *Systema Ascomycetum* 1 : 1-16.
- ERIKSSON O., 1983 — Outline of the ascomycetes - 1983. *Systema Ascomycetum* 2 : 38 p.
- ERIKSSON O., 1984 — Outline of the ascomycetes - 1984. *Systema Ascomycetum* 3 : 72 p.
- ERIKSSON O. and HAWKSWORTH D.L., 1985 — Outline of the ascomycetes - 1985. *Systema Ascomycetum* 4 : 79 p.
- ERIKSSON O. and HAWKSWORTH D.L., 1986a — An alphabetical list of the generic names of ascomycetes. *Systema Ascomycetum* 5 : 3-111.
- ERIKSSON O. and HAWKSWORTH D.L., 1986b — Outline of the ascomycetes - 1986. *Systema Ascomycetum* 5 : 185-324.
- ERIKSSON O. and HAWKSWORTH D.L., 1987a — An alphabetical list of the generic names of ascomycetes - 1987. *Systema Ascomycetum* 6 : 1-109.
- ERIKSSON O. and HAWKSWORTH D.L., 1987b — Notes on ascomycete systematics. N° 225-463. *Systema Ascomycetum* 6 : 111-165.
- HALE M.E., 1961 — *Lichen Handbook*. Washington D.C., Smithsonian Institution, 178 p.
- HENSSEN A. and JAHNS H.M., 1974 — *Lichenes*. Stuttgart, Georg Thieme Verlag, 467 p.
- HUGHES S.T., 1972 — New Zealand Fungi 17. Pleomorphism in Euantennariaceae and Metacapnodiaceae, two new families of sooty moulds. *New Zealand J. Bot.* 10 : 225-242.
- JANEX-FAVRE M.C., 1970 — Recherches sur l'ontogénie, l'organisation et les asques de quelques Pyrénolichens. *Rev. Bryol. Lichénol.* 37 : 421-650.
- JANEX-FAVRE M.C., 1975 — L'ontogénie et la structure des périthèces du *Staurothele sapaudica* (Pyrénolichen, Verrucariacées). *Rev. Bryol. Lichénol.* 41 : 477-494.
- KOHLMEYER J., 1968 — Revisions and descriptions of algicolous marine fungi. *Phytopathol. Z.* 63 : 341-363.
- KOHLMEYER J. and KOHLMEYER E., 1979 — *Marine Mycology. The higher Fungi*. New York and London, Academic Press, 690 p.
- KOHLMEYER J. and DEMOULIN V., 1981 — Parasitic and symbiotic fungi on marine algae. *Bot. Mar.* 24 : 9-18.

- LUTTRELL E.S., 1965 — Paraphysoids, pseudoparaphyses, and apical paraphyses. *Trans. Brit. Mycol. Soc.* 48 : 135-144.
- LUTTRELL E.S., 1973 — Ascomycotina, Loculoascomycetes. Loculoascomycetes. In : AINSWORTH G.C., SPARROW F.K. & SUSSMAN A.S., *The Fungi. An Advanced treatise*, IVA. New York, San Francisco, London, Acad. Press : 135-219.
- MÜLLER E. und ARX J.A. von, 1962 — Die Gattungen der didymosporen Pyrenomyceten. *Beitr. Kryptogamenfl. Schweiz* 11 : 922 p.
- MÜLLER E., PETRINI O., FISCHER P.J., SAMUELS G.J. and ROSSMAN A.Y., 1987 — Taxonomy and anamorphs of the Herpotrichiellaceae with notes on generic synonymy. *Trans. Brit. Mycol. Soc.* 88 : 63-74.
- MUNK A., 1953 — The system of the Pyrenomycetes. *Dansk Bot. Ark.* 15 : 163 p.
- MUNK A. 1957 — Danish Pyrenomycetes. A preliminary flora. *Dansk Bot. Ark.* 17 : 491 p.
- PARGUEY-LEDUC A., 1966-1967 — Recherches sur l'ontogénie et l'anatomie comparée des ascocarpes des Pyrénomycètes ascoloculaires. *Ann. Sci. Nat. Bot., 12ème série*, 7 : 505-690, 8 : 1-110.
- PARGUEY-LEDUC A., 1967a — Recherches préliminaires sur l'ontogénie et l'anatomie comparée des ascocarpes des Pyrénomycètes ascohyméniaux. II. Structure et développement des ascothécies. *Rev. Mycol.* 32 : 259-277.
- PARGUEY-LEDUC A., 1967b — Recherches préliminaires sur l'ontogénie et l'anatomie comparée des ascocarpes des Pyrénomycètes ascohyméniaux. III. Les asques des Sordariales et leurs ascothécies, du type «*Diaporthe*». *Rev. Mycol.* 32 : 369-407.
- PARGUEY-LEDUC A., 1970 — Un genre nouveau de Pyrénomycète ascoloculaire : le g. *Lepidosphaeria*. *Compt. Rend. Hebd. Séances Acad. Sci., Sér. D*, 270 : 2784-2786.
- PARGUEY-LEDUC A., 1972 — Recherches préliminaires sur l'ontogénie et l'anatomie comparée des ascocarpes des Pyrénomycètes ascohyméniaux. V. Les asques des Xylariales et leurs ascothécies du type «*Xylaria*». *Rev. Mycol.* 36 : 194-237.
- REYNOLDS D.R., 1971 — Notes on capnodiaceous Fungi II. *Leptocapnodium*. *Bull. Torrey Bot. Club* 98 : 151-154.
- REYNOLDS D.R., 1975 — The centrum of the sooty mold Ascomycete *Limacinula samoensis*. *Amer. J. Bot.* 62 : 775-779.
- ROUX C., BELLEMÈRE A., BOISSIERE J.C., ESNAULT J., JANEX-FAVRE M.C., LETROUIT-GALINOU M.A. et WAGNER J., 1986 — Les bases de la systématique moderne des Lichens. *Bull. Soc. Bot. France* 133, Actualités Bot. : 7-40.
- SAMUELS G.J. and MÜLLER E., 1978 — Life-history studies of brazilian Ascomycetes 3. *Sydowia* 31 : 142-156.
- STRIKMANN E. et CHADEFAUD M., 1961 — Recherches sur les asques et les périthèces des *Nectria*, et réflexions sur l'évolution des Ascomycètes. *Rev. Gén. Bot.* 68 : 725-770.
- WAGNER J., 1984 — Étude du thalle et des périthèces du Pyrénolichen *Endocarpon pusillum* Hedw. Thèse 3ème cycle, Univ. Pierre et Marie Curie, Paris.
- WAGNER J., 1987 — L'ontogénie des périthèces de l'*Endocarpon pusillum* Hedw. (Pyrénolichen, Verrucariacées). *Canad. J. Bot.* 65 : 2441-2449.
- ZAHLEBRÜCKNER A., 1907 — Lichenes (Flechten). In : ENGLER & PRANTL, *Die natürlichen Familien*. Leipzig, Engelmann, T. 1 Ab. 1 : 49-243.